第 38 卷第 4 期　　生　态　学　报　　Vol.38,No.4
2018 年 2 月　　ACTA ECOLOGICA SINICA　　Feb.,2018

DOI:10.5846/stxb201612152585

兰敏敏, 范龙梅, 刘方庆, 文陇英,景鑫, 朱诚, 王玲, 胡梦英,祖晓晴.树麻雀表型的环境适应进化.生态学报,2018,38(4):1392-1400.
Lan M M, Fan L M, Liu F Q, Wen L Y, Jing X, Zhu C, Wang L, Hu M Y, Zu X Q.The adaptive evolution of the Tree Sparrow (*Passer montanus*) phenotype to environment factors.Acta Ecologica Sinica,2018,38(4):1392-1400.

树麻雀表型的环境适应进化

兰敏敏, 范龙梅, 刘方庆, 文陇英*,景　鑫, 朱　诚, 王　玲, 胡梦英,祖晓晴
乐山师范学院生命科学学院,西南山地濒危鸟类保护四川省高等学校重点实验室, 乐山　614000

摘要:树麻雀(*Passer montanus*)分布范围广、海拔梯度大,也是人类活动的伴随物种。对中国 837 个样本的 10 个形态特征与温度、日照、海拔和风速等 4 个主要环境因子进行相关分析,结果显示:树麻雀的体重、嘴裂、翅长、尾长、跗跖长、脑骨宽、眼间距与日照因子显著相关(P<0.05),体重、体长、翅长、尾长、跗跖长与海拔因子显著相关(P<0.05),体重、嘴峰、翅长、脑骨长与温度因子显著相关(P<0.05),表明树麻雀的形态指标易随环境因子的变化而变化。通过控制经度和海拔两个变量,对形态指标与纬度的偏相关分析表明,体重、翅长、脑骨长和脑骨宽与纬度呈显著正相关(P<0.05),体表突出部分嘴峰、嘴裂与纬度呈显著负相关(P<0.05),即随着纬度的升高,树麻雀身体逐渐变大,符合贝格曼规律;体表突出部分嘴峰和嘴裂随纬度升高变短,符合阿伦规律。飞行能力与海拔因子呈极显著正相关(n=92, r=0.217, P=0.038),表明树麻雀在高海拔地区具有更强的飞行能力,这也许是它成为广布种的重要原因。

关键词:树麻雀;形态特征;环境因子;表型进化

The adaptive evolution of the Tree Sparrow (*Passer montanus*) phenotype to environment factors

LAN Minmin, FAN Longmei, LIU Fangqing, WEN Longying*, JING Xin, ZHU Cheng, WANG Ling, HU Mengying, ZU Xiaoqing
Key Laboratory of Sichuan Institute for Protecting Endangered Birds in the Southwest Mountains, *College of Life Sciences*, *Leshan Normal University*, *Leshan* 614000, *China*

Abstract: Observed across a large altitudinal gradient and a widely-distributed geographical range, the tree sparrow (*Passer montanus*) is a species commonly associated with human beings. This study analyzed the relationship between 10 morphological characteristics of 837 tree sparrows sampled, and 4 environmental factors (air temperature factor, sunshine factor, altitude factor, and air-speed factor). The results indicated that morphological traits, such as body weight, rictus, wing length, tail length, tarsus length, skull width, and interorbital distance were significantly correlated with the sunshine factor (P<0.05). Moreover, body weight, body size, wing length, tail length, and tarsus length were significantly correlated with the altitude factor (P<0.05). Additionally, body weight, culmen length, wing length, and skull length were significantly correlated with the air temperature factor (P<0.05). The aforementioned findings suggest that these morphological characteristics have adaptive potential in response to environmental factors. Furthermore, we analyzed the relationship between morphological size and latitude by controlling for longitude and altitude. The results of this analysis indicated that body weight, wing length, and skull size had a significant positive correlation with the latitude factor (P<0.05). Conversely, culmen length and rictus had a significant negative correlation with latitude (P<0.05) after controlling

基金项目:国家自然科学基金面上项目(31372171);全国大学生课外学术科技作品竞赛重点项目(ZRSK02)
收稿日期:2016-12-15;　　**网络出版日期**:2017-11-12

*通讯作者 Corresponding author.E-mail: lywen02@126.com

for longitude and altitude. These findings suggest that body size increases with rising latitude, while bill size decreases with increased latitude. Therefore, we conclude that the morphological variation of this species is in concordance with Bergmann's rule and Allen's rule. A significant positive relationship was found between flight ability and the altitude factor ($n = 92$, $r = 0.217$, $P = 0.038$), and thus our results postulate that the flight ability of *P. montanus* is greater at higher altitudes than at lower altitudes. This adaptive component of flight ability may offer an explanation as to why *P. montanus* is so widely-distributed throughout the planet.

Key Words: *Passer montanus*; morphological traits; environmental factors; phenotypic evolution

近百年来,全球气候发生了明显的变化,由气候变化所引发的一系列生态反应和变化已经引起了学者的广泛关注[1-2]。气候变化影响动植物种群的地理分布、种群大小、物候及动物行为等,而动植物种群通过三种策略应对全球气候变化:灭绝、改变分布范围和适应新的环境(由基因或可塑性决定),物种的分布和丰富度变化作为监测气候变化的指标在许多动植物种群中已经得到验证[3-5],对于气候变暖和物种物候学变化的关系也有大量相关研究[1-2,6-9],气候变化伴随的体型大小问题也受到了越来越多关注[10-11]。如纬度差异[12-13]、海拔差异[14-16]与身体大小之间的关系,贝格曼规律认为:生活在寒冷地区的恒温动物体型较大[17-18],在鸟类中有76%的种类其身体大小随着纬度的升高而变大[19]。一般情况下,海拔每升高100m,气温就下降约0.6℃[20],温度也会随纬度的增加而降低[21-24]。阿伦规律认为:随着纬度的增加,恒温动物体表突出部分变短[25-27],该规律在鸟类群体也有不少例证[27-30],这是因为恒温动物通过减少身体表面的附件如耳朵、尾巴、喙或四肢等与外界环境的接触面积来减少热量的损失[31]。此外,许多因素也可以改变物种表型,如食物可利用性[32]和种群密度[33]。

大量研究表明,鸟类在种群动态、生活史特征以及地理分布范围等方面对全球气候变化作出了相应的反应[34-36],气候变化不仅直接对鸟类的行为产生影响,也会通过纬度、降水量、温度、日照时数等环境的变化改变鸟类的生活方式及其分布范围从而间接影响它们的生活[37-38]。

树麻雀(*Passer montanus*)隶属于雀形目(Passeriformes)雀科(Passeridae),为广布种、古北型留鸟[39],北起俄罗斯、南到马来半岛和印度尼西亚、东自日本、西至欧洲的广大地区都能见到它们的踪迹[40],栖息地海拔高度300—2500m,甚至可高达4500m。由于其分布范围广,数量丰富,因此是研究环境变化与形态特征差异关系的良好材料。尤其是树麻雀是人类活动的伴随物种,在有人类集居的地方多有分布,因此通过研究环境因子对树麻雀的影响间接反映对人类的影响。目前国内对树麻雀的研究多见于繁殖生物学[41]、遗传结构[42]和生理生化[43]等方面。本文以树麻雀为研究对象,通过分析不同地理种群形态特征与环境变化的关系,以及体质和飞行能力受环境的影响;验证其是否符合贝格曼规律和阿伦规律;并进一步探讨树麻雀对环境的适应性能力。

1　材料与方法

通过收集中国科学院动物研究所、中国科学院昆明动物研究所、华南濒危动物研究所以及野外采集到的样本共837只成年树麻雀的形态数据,由于树麻雀雌雄个体没有显著的性二态差异,因此没有对雌雄分类处理。

使用游标卡尺(精确度0.1mm)测量其形态指标,便携式电子天平(精确度0.1g)称量体重。收集的树麻雀样本经纬度范围为76.17—129.17°E,18.53—52.97°N,海拔范围为2—4472m(表1)。

选择体重(BW)、体长(BL)、嘴峰(CUL)、嘴裂(RL)、翅长(WL)、尾长(TL)、跗跖长(TAL)、脑骨长(SL)、脑骨宽(SW)、眼间距(ID)等10个形态特征。为了测定树麻雀的体质和飞行能力,将体重与跗跖长的比值(BW/TL)定义为体质[44],翅长与体重的比值(WL/BW)定义为飞行能力[45]。

样本地区的气象数据为采样当年的值,所有气象数据均来自于中国国家气象数据中心。选择16个环境

因子(经度,纬度,海拔,极端最高温,极端最低温,最低温度,最高温度,降水量,气压,平均温度,风速,水汽压,气温距平,相对湿度,日照比,日照时数),通过主成分分析提取主要环境因子,用 Pearson 相关分析分析重要环境因子与各个形态特征的相关性,通过偏相关分析,分析经度、纬度、海拔和各形态指标之间的关系,以验证贝格曼规律和阿伦规律。所有数据均采用 SPSS 20.0 进行分析,0.05 为显著水平,0.01 为极显著水平。

表 1 树麻雀采样点

Table 1 Sampling locations of *Passer montanus*

省市 Provinces	采样点 Sampling site	采样时间 Sampling date	样本量/个 Sampling size	经度/(°) Longtitude	纬度/(°) Latitude	海拔/m Altitude	省市 Provinces	采样点 Sampling site	采样时间 Sampling date	样本量/个 Sampling size	经度/(°) Longtitude	纬度/(°) Latitude	海拔/m Altitude
安徽	黄山	1951	6	118.190	29.430	122	贵州	贵阳	1956	8	106.630	26.650	1277
北京	北京	1956/1952/1953	88	116.224	39.566	50	贵州	黔西南	1963	13	105.110	25.070	1236
吉林	公主岭	1956	5	124.150	43.450	200	贵州	铜仁	1963	2	108.820	27.740	390
福建	福州	1963/2009	21	119.168	26.056	57	黑龙江	哈尔滨	1978	1	126.530	45.800	118
福建	建阳	1963	2	117.960	27.070	236	黑龙江	尚志	2013	10	127.500	45.270	253
福建	集美	1963	1	118.050	24.340	19	黑龙江	伊春	1951/1963	22	129.170	47.460	267
福建	昭武	1963	2	119.290	27.200	198	黑龙江	漠河	1956	5	122.540	52.970	436
内蒙古	额济纳	1972	2	99.340	40.570	1300	湖北	宜昌	1959	2	111.290	30.690	59
广东	潮安	1959	3	116.630	23.680	8	湖南	常德	1959	3	111.760	29.200	49
广东	广州	1956	5	113.230	23.160	174	湖南	永州	1955	6	111.310	26.390	139
广西	邕宁	1958	4	108.490	22.740	66	湖南	衡山	1955	6	112.690	27.290	1051
海南	新村港	1963	3	110.030	18.530	14	湖南	衡阳	2013	5	112.570	26.890	82
河北	白洋淀	1958	4	116.020	38.520	11	湖南	株洲	1955	1	113.130	27.830	46
河北	北戴河	1953	11	118.550	40.050	42	湖南	醴陵	1957	11	113.500	27.650	90
河北	昌黎	1953	48	119.160	39.770	27	湖南	浏阳	1957	5	113.640	28.160	86
河北	邢台	1959	8	114.575	37.175	35	湖南	岳阳	1955	1	113.580	28.700	74
河北	秦皇岛	1953	2	119.295	40.305	311	湖南	武冈	1956	1	110.630	26.730	318
河北	高邑	1933	1	114.610	37.620	50	湖南	郴州	1955	4	112.950	25.400	222
河北	迁西	1953	18	118.310	40.140	107	湖南	永顺	1956	7	109.850	29.000	254
河北	遵化	1953	4	117.970	40.190	53	湖南	沅陵	1956	10	110.390	28.450	116
河北	康保	1960	7	114.600	41.850	1422	湖南	资兴	1955	1	113.230	25.980	145
河北	涞源	1934	6	114.690	39.360	859	湖南	长沙	1957	1	112.940	28.230	63
河北	卢龙	1953	11	118.870	39.890	41	山东	四方	1929	1	120.290	36.340	6
江苏	南京	1957	11	118.760	32.050	23	山东	沧口	1929	1	120.390	36.190	19
内蒙古	白旗	1958	1	115.030	42.290	1358	山东	烟台	2008	4	121.450	37.460	4
内蒙古	毕克奇	1964	4	111.090	40.430	1052	青海	班玛	1960	1	100.740	32.930	3524
内蒙古	潮格	1978	6	107.070	41.100	1038	青海	大通	1959	6	101.690	36.930	2443
内蒙古	海流图	1964	3	108.520	41.570	1281	青海	贵南	1959	10	100.750	35.590	3091
内蒙古	红花尔基	1956	3	119.450	48.150	763	青海	河南	1960	1	101.620	34.730	3527
内蒙古	西乌旗	1979	5	105.410	38.500	1602	青海	尖扎	1960	8	102.020	35.920	2124
内蒙古	呼伦贝尔	1956	11	118.885	49.126	615	青海	门源	1958	1	101.620	37.380	2867
内蒙古	宁城	1964	1	119.320	41.600	544	青海	民和	1959	8	102.810	36.220	2047
内蒙古	乌海	1971	3	106.790	39.660	1092	青海	祁连	1959	1	100.250	38.180	2730
内蒙古	乌拉山	1971	1	108.780	40.660	1174	青海	通海	1960	1	101.740	36.890	2399
内蒙古	伊盟	1965	4	109.520	40.380	1056	青海	同仁	1960	2	102.020	35.510	2495
山西	沁水	1962	1	112.270	35.810	809	青海	乌兰	1960	5	98.480	36.930	2971
山西	垣曲	1962	1	111.670	35.300	570	青海	西宁	1959/1969	28	101.730	36.640	2287
上海	上海	1952	7	121.130	31.150	7	青海	循化	1960	2	102.490	35.850	1872

续表

省市 Provinces	采样点 Sampling site	采样时间 Sampling date	样本量/个 Sampling size	经度/(°) Longtitude	纬度/(°) Latitude	海拔/m Altitude	省市 Provinces	采样点 Sampling site	采样时间 Sampling date	样本量/个 Sampling size	经度/(°) Longtitude	纬度/(°) Latitude	海拔/m Altitude
重庆	秀山	1988	7	109.200	28.740	391	青海	玉树	1960/1963	3	97.010	32.990	3696
新疆	阿合奇	1959	1	78.260	40.560	1989	西藏	拉萨	1976	3	91.170	29.650	3660
新疆	阿克苏	1958	5	80.904	41.320	1159	西藏	卡达河	1959	1	87.130	28.660	4326
新疆	阿勒泰	1960	10	88.080	47.510	887	西藏	吉隆	1975	1	85.300	28.850	4114
新疆	阿图什七区	1959	1	76.170	39.710	1303	西藏	改则	1976	5	84.060	32.300	4424
新疆	布尔津	1960	6	86.870	47.700	471	西藏	察雅	1973	4	97.570	30.650	3159
新疆	福海	1960	3	87.290	47.060	496	西藏	山南	1975	1	90.400	28.970	4472
新疆	富蕴	1960	1	89.520	46.990	804	西藏	日喀则	1963	1	87.660	28.580	4235
新疆	民丰	1959	1	82.700	37.060	1418	云南	保山	1965	1	98.840	24.950	1026
新疆	皮山	1959	1	78.160	37.370	1371	云南	潞西	1962	2	98.280	24.250	807
新疆	且末	1960	13	85.310	38.080	1244	云南	德钦	1960	20	98.910	28.490	3352
新疆	青河	1960	5	90.220	46.400	1218	云南	维西	1981	1	99.280	27.180	2300
新疆	若羌	1960	10	88.090	39.010	894	云南	中甸	1960/1981	2	99.700	27.830	3282
新疆	塔城	1974	3	82.580	46.440	547	云南	洱源	1960	4	99.950	26.110	2060
新疆	吐鲁番	1958	5	89.110	42.560	36	云南	河口	1985	1	103.950	22.630	123
新疆	焉耆	1958	2	86.340	42.030	1058	云南	蒙自	1985	3	103.560	23.210	1515
新疆	叶城	1959	2	77.240	37.520	1351	云南	屏边	1985	1	103.680	22.920	2291
海南	青闫巷	1963	1	119.360	36.480	19	云南	昆明	1973/1978	14	102.720	24.970	2034
海南	乐东	1979	4	109.075	18.735	133	云南	丽江	1958/1960/2016	17	100.170	26.640	2434
海南	文昌	1963	1	110.470	19.320	2	云南	宁蒗	1981	9	100.790	27.720	2692
广东	湛江	1979	14	110.531	21.013	37	云南	临沧	1960/1964	7	99.880	23.520	1623
甘肃	兰州	1956	11	103.860	36.050	1522	云南	贡山	1973	3	98.670	27.740	1493
广西	桂林	2013	10	110.180	25.230	154	云南	泸水	1974	12	98.630	26.000	1895
广西	金秀	2013	1	110.190	24.130	792	云南	普洱	1960/1964	8	100.970	22.830	1302
广西	清西	1958	1	109.380	24.300	91	云南	文山	1961	5	104.450	23.380	1344
广西	上思	1958	3	107.980	22.150	178	云南	景洪	1960/1983	5	100.940	21.860	543
广西	邕宁	1958	4	108.490	22.760	67	云南	勐海	1960/1983	2	100.450	21.960	1177
广西	桂平	1979	23	110.080	22.920	128	云南	勐腊	1959/1960	5	101.310	21.850	562
贵州	毕节	1963	4	105.440	26.950	1525	云南	漾濞	1960	1	99.960	25.670	1545
贵州	赤水	1963	4	105.700	28.590	263	云南	昭通	1963	9	104.520	27.470	1486

2　结果

2.1　环境因子与形态特征的关系

16 个环境因子通过主成分分析得出 4 个主要的环境因子:温度因子(0.895)、日照因子(−0.872)、海拔因子(−0.898)和风速因子(0.869),4 个主成分因子能够解释 16 个环境因子变异的 83.20%。

4 个主要环境因子分别与树麻雀各形态特征相关分析的结果表明:体重与温度、日照和海拔因子呈显著负相关($P<0.05$),体长与海拔因子呈显著负相关($P<0.01$),嘴峰与温度因子呈显著正相关($P<0.05$),嘴裂与日照因子呈显著负相关($P<0.05$),翅长与温度、日照和海拔因子呈显著负相关($P<0.05$),尾长与日照、海拔和风速因子呈极显著负相关($P<0.01$),跗跖与日照和海拔因子呈显著负相关($P<0.05$),脑骨长与温度因子呈极显著负相关($P<0.01$),脑骨宽与日照因子呈极显著正相关($P<0.01$),眼间距与日照因子呈极显著负相关($P<0.01$)(表 2)。

表 2 环境因子与形态特征的关系

Table 2 The relationship between environmental factors and morphological traits

环境因子 Environmental factors	体重 BW	体长 BL	嘴峰 CUL	嘴裂 RL	翅长 WL	尾长 TL	跗跖 TAL	脑骨长 SL	脑骨宽 SW	眼间距 ID
温度 Air temperature	−0.247*	−0.073	0.239*	0.149	−0.186*	−0.124	−0.052	−0.256**	−0.131	−0.156
日照 Sunshine	−0.284*	−0.087	−0.050	−0.208*	−0.442**	−0.316**	−0.197*	−0.167	0.373**	−0.253**
海拔 Altitude	−0.370**	−0.286**	−0.031	−0.044	−0.256**	−0.252**	−0.213*	−0.138	0.093	−0.151
风速 Wind speed	0.072	−0.045	−0.048	0.120	−0.176	−0.245**	0.010	−0.062	0.076	0.067

BW：体重 Body weight；BL：体长 Body length；CUL：嘴峰长 Culmen length；RL：嘴裂长 Rictus length；WL：翅长 Wing length；TL：尾长 Tail length；TAL：跗跖长 Tarsus length；SL：脑骨长 Skull length；SW：脑骨宽 Skull width；ID：眼间距 Interorbital distance；n = 126；表中数据为相关系数 r 值；* 代表 0.05 显著水平，** 代表 0.01 显著水平

2.2 经典理论的验证

2.2.1 贝格曼规律

通过控制纬度，分析海拔和平均气温的相关性，结果表明海拔与气温呈极显著负相关（r=−0.774，df=116，P<0.001），即随着海拔的升高，气温呈极显著下降的趋势（图 1）。

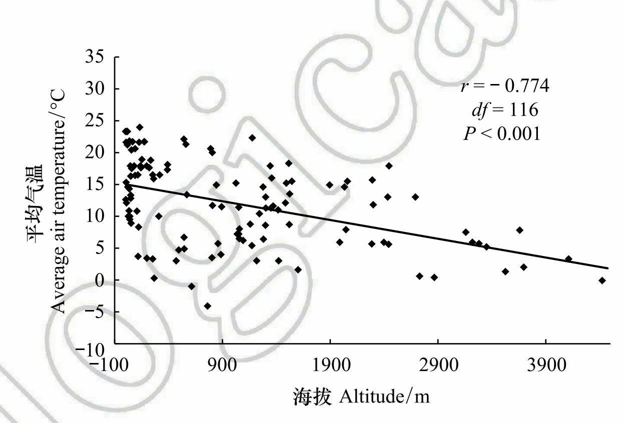


图 1 平均气温随海拔的变化

Fig.1 Relationship between air temperature and latitude

通过控制经度和海拔两个变量，对体重、体长、翅长、脑骨长、脑骨宽以及眼间距与纬度之间的相关分析，结果表明，体重与纬度呈极显著正相关（r=0.311，df=109，P=0.001），体长与纬度无显著相关（r=0.056，df=109，P=0.560），翅长与纬度呈显著正相关（r=0.320，df=109，P=0.001），脑骨长和脑骨宽均与纬度呈显著正相关（P<0.05），眼间距与纬度无显著相关性（r=0.169，df=109，P=0.077），鸟类通常以翅长代表身体大小，随着纬度升高，树麻雀体重、翅长逐渐增大，符合贝格曼规律（图 2，图 3）。

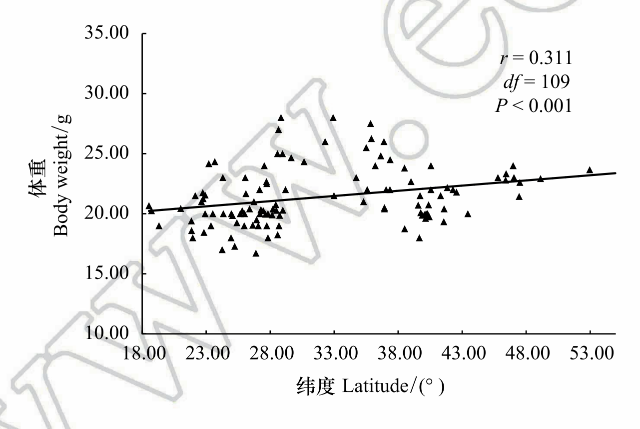


图 2 树麻雀体重随纬度的变化

Fig. 2 Relationship between body weight and latitude of *P. montanus*

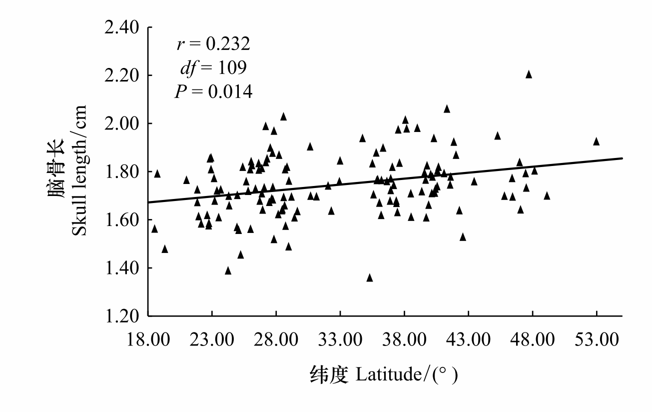


图 3 树麻雀脑骨长随纬度的变化

Fig. 3 Relationship between Skull length and latitude of *P. montanus*

2.2.2 阿伦规律

通过控制经度和海拔两个变量，分别进行嘴峰、嘴裂、爪长与纬度之间的偏相关分析，结果表明，嘴峰与纬度呈极显著负相关（r=−0.277，df=109，P=0.003），嘴裂与纬度呈显著负相关（r=−0.225，df=109，P<0.017），即随着纬度的升高，树麻雀嘴峰和嘴裂有逐渐减小的趋势，符合阿伦规律（图 4，图 5）。

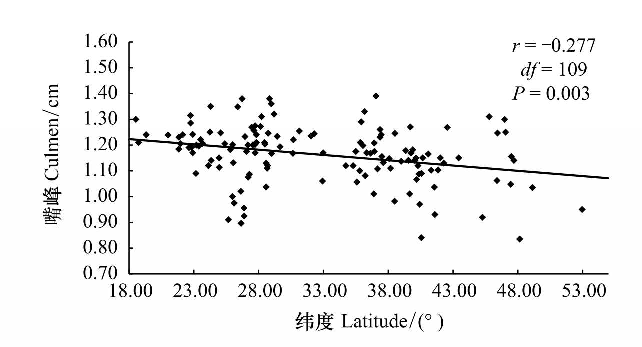


图 4　树麻雀嘴峰随纬度的变化

Fig. 4　Relationship between culmen length and latitude of *P. montanus*

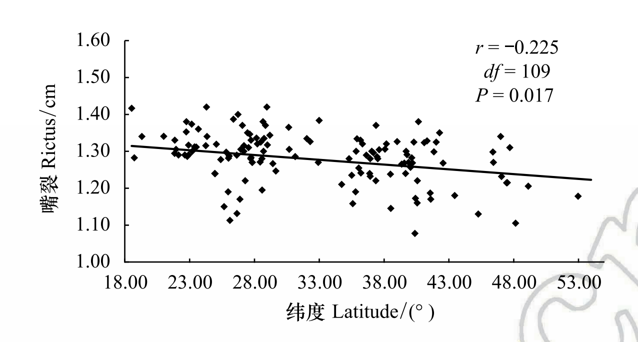


图 5　树麻雀嘴裂随纬度的变化

Fig. 5　Relationship between rictus length and latitude of *P. montanus*

2.3　树麻雀体能与环境因子的关系

温度、日照、海拔和风速四个环境因子分别与体质和飞行能力的相关分析表明,树麻雀体质与温度、日照和海拔因子均呈显著负相关($P<0.05$),与风速无显著相关性($P>0.05$);飞行能力与海拔因子呈显著正相关($n=92$, $r=0.217$, $P=0.038$)。

表 3　树麻雀的体能与环境因子之间的相关性分析(Pearson)

Table 3　Correlations between the ability of tree sparrow and environmental factors

体能 Ability	温度 Air temperature	日照 Sunshine	海拔 Altitude	风速 Wind speed
体质 Body condition	−0.220 *	−0.248 *	−0.216 *	0.009
飞行能力 Ability to fly	0.144	−0.085	0.217 *	−0.111

体质按照体重/跗跖长计算,飞行能力按照翅长/体重计算;表内值为 Pearson 相关系数;n = 103; * 表示 $P<0.05$, ** 表示 $P<0.01$

3　讨论

通常将生理可塑性称作对环境变化的适应性[46-47],研究结果表明,树麻雀形态特征受日照影响最大,其次是海拔,再次是温度因子,受风速影响最不明显(表 2)。其中体重和翅长同时与这 3 个环境因子显著负相关,鸟类身体大小会受到食物可利用性和种间竞争的影响[31,48],在任何环境中,初级生产力与个体体型大小呈显著正相关[49]。在高海拔地区,环境的初级生产力较低,以及高海拔地区缺氧,导致树麻雀在高海拔地区体重($n=92$, $r=-0.370$, $P<0.01$)、体长($n=92$, $r=-0.286$, $P<0.01$)、翅长($n=112$, $r=-0.256$, $P<0.01$)、尾长($n=112$, $r=-0.252$, $P<0.01$)以及跗跖($n=112$, $r=-0.213$, $P=0.025$)显著降低。树麻雀脑骨长与温度和日照因子呈显著负相关($P<0.05$),表明树麻雀头骨在低温和日照较少的地区较大,虽然高海拔地区气温较低,但树麻雀头骨大小并不随海拔的变化而显著变化($P>0.05$),因此,海拔因子并不影响其头骨大小,沿海拔梯度头骨相对稳定。

体型大小可以通过多个指标来估算,例如翅长、头骨尺寸或者体重[50-51],在许多研究中,多个形态特征数据来自同一个种群,并且不同的趋势依赖于形态特征而测得,这表明形态指标的选择对观察到的响应的种类有极大影响。因此,相矛盾的选择压力可能是由不同的形态特征决定。虽然树麻雀体长与纬度未表现出显著相关性($r=0.056$, $df=109$, $P=0.560$),但体重、翅长以及头骨大小均与纬度呈显著正相关($P<0.05$),通常鸟类是以翅长表示身体大小的,因此,其身体大小的变化对环境的适应符合贝格曼规律(图 2,图 3)。鸟类 556 项研究中有 60%的研究结果支持贝格曼规律[52],鸟类的这种趋势则可以被解释为对气候变化的适应,且这种适应遵循贝格曼规律的原始机制[53]。贝格曼规律可能不会为体型随气候变化而变化的研究提供最合适的框架,当在大区域内或大陆内做研究时,纬度越高体型越大的模式在大多数哺乳动物和鸟类上都符合[13,23,54]。贝格曼规律背后的机理仍然有争议,并且尚不清楚是否贝格曼规律能够扩展到预测气候变化的影响[52]。

此研究结果表明,树麻雀体表突出部分——嘴峰和嘴裂随纬度的增高而表现出显著减小的趋势(图 4,图 5),即高纬度寒冷地区体表突出部分缩短,其形态特征对环境的适应符合阿伦规律。在鸟类进化历程中,喙的形状变化是进化多样性的一个经典例子,被广泛运用于形态变化的检测[55],并且在鸟类进化中具有重要地位,例如有学者研究了鸟类喙的尺寸,并且发现喙的尺寸随着最低温度的降低而变短[27],在夏威夷研究者发现随着海拔梯度的变化蚋鹟属(*Chasiempis*)喙变短的现象[56]。本研究结果表明,树麻雀的喙对于周围环境变化应答灵敏,在温度较低的高纬度地区,较小的嘴型能够减少散热,更好地适应周围环境。此外,鸟类体型大小与食物供给有关,而食物供给通常受环境初级生产力的影响,高温和足够的降水量能够影响环境的初级生产力,从而影响其嘴的形态变化以形成更加利于摄取食物的嘴型[57]。因此树麻雀喙的可塑性变化说明其对环境的适应性进化。

树麻雀体质分别与温度、日照及海拔 3 个环境因子显著负相关(表 3),表明随着环境温度升高、日照增强、海拔升高,树麻雀体质下降,这是因为高海拔地区环境恶劣、缺氧、受到低温、干旱及强光辐射等各种胁迫,身体机能耗费过度所致。由于树麻雀是人类的伴随物种,可以间接地反映居住在高海拔地区的人类体质较弱。树麻雀的飞行能力与海拔因子呈显著正相关($n=92$, $r=0.217$, $P=0.038$),体质和飞行能力都与风速没有显著相关性,除尾长外各形态指标也都与风速没有显著相关性,与此相一致,树麻雀在高海拔地区具有强的飞行能力,由此可见全球变暖对树麻雀的分布也许不会产生影响。另外树麻雀体重、翅长、尾长分别与除风速外的 3 个环境因子显著相关,且嘴型与温度和纬度显著相关,表明树麻雀的形态指标易随环境因子的变化而变化,其对环境具有高度的适应性,这也许是它成为广布种的重要原因。

致谢:感谢中国科学院动物研究所雷富民研究员、中国科学院昆明动物研究所杨晓君研究员、华南濒危动物研究所邹发生研究员为样本量度给予的帮助,感谢刘丹、叶丽佳、张建男、杨玉凤、谢文菊、陈灵对样本采集所做的工作。

参考文献(References):

[1] Dawson T P, Jackson S T, House J I, Prentice I C, Mace G M. Beyond predictions: biodiversity conservation in a changing climate. Science, 2011, 332(6025): 53-58.

[2] Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F. Impacts of climate change on the future of biodiversity. Ecology Letters, 2012, 15(4): 365-377.

[3] Parmesan C, Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature, 2003, 421(6918): 37-42.

[4] Wolkovich E M, Cook B I, Allen J M, Crimmins T M, Betancourt J L, Travers S E, Pau S, Regetz J, Davies T J, Kraft N J B, Ault T R, Bolmgren K, Mazer S J, McCabe G J, McGill B J, Parmesan C, Salamin N, Schwartz M D, Cleland E E. Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. Nature, 2012, 485(7399): 494-497.

[5] Velásquez-Tibatá J, Salaman P, Graham C H. Effects of climate change on species distribution, community structure, and conservation of birds in protected areas in Colombia. Regional Environmental Change, 2013, 13(2): 235-248.

[6] Bradshaw W E, Holzapfel C M. Evolutionary response to rapid climate change. Science, 2006, 312(5779): 1477-1478.

[7] Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2006, 37: 637-669.

[8] Boutin S, Lane J E. Climate change and mammals: evolutionary versus plastic responses. Evolutionary Applications, 2014, 7(1): 29-41.

[9] Charmantier A, Gienapp P. Climate change and timing of avian breeding and migration: evolutionary versus plastic changes. Evolutionary Applications, 2014, 7(1): 15-28.

[10] Gardner J L, Peters A, Kearney M R, Joseph L, Heinsohn R. Declining body size: a third universal response to warming? Trends in Ecology & Evolution, 2011, 26(6): 285-291.

[11] Sheridan J A, Bickford D. Shrinking body size as an ecological response to climate change. Nature Climate Change, 2011, 1(8): 401-406.

[12] Angilletta Jr M J, Niewiarowski P H, Dunham A E, Leaché A D, Porter W P. Bergmann's clines in ectotherms: illustrating a life-history perspective with sceloporine lizards. The American Naturalist, 2004, 164(6): E168-E183.

[13] Sears M W, Angilletta Jr M J. Body size clines in *Sceloporus* lizards: proximate mechanisms and demographic constraints. Integrative and

Comparative Biology, 2004, 44(6): 433-442.

[14] Kingsolver J G, Huey R B. Size, temperature, and fitness: three rules. Evolutionary Ecology Research, 2008, 10(2): 251-268.

[15] Atkinson D, Sibly R M. Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. Trends in Ecology & Evolution, 1997, 12(6): 235-239.

[16] Angilletta Jr M J, Dunham A E. The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. The American Naturalist, 2003, 162(3): 332-342.

[17] Bergmann C. About the relationships between heat conservation and body size of animals. Goett Stud, 1847, 1: 595-708.

[18] Mayr E. Geographical character gradients and climatic adaptation. Evolution, 1956, 10(1): 105-108.

[19] Ashton K G. Patterns of within-species body size variation of birds: strong evidence for Bergmann's rule. Global Ecology and Biogeography, 2002, 11(6): 505-523.

[20] Rundel P W. Tropical alpine climates // Rundel P W, Smith A P, Meinzer F C, eds. Tropical Alpine Environments: Plant form and Function. Cambridge: Cambridge University Press, 1994.

[21] Berteaux D, Humphries M M, Krebs C J, Lima M, McAdam A G, Pettorelli N, Réale D, Saitoh T, Tkadlec E, Weladji R B, Stenseth N C. Constraints to projecting the effects of climate change on mammals. Climate Research, 2006, 32(2): 151-158.

[22] Millien V, Lyons S K, Olson L, Smith F A, Wilson A B, Yom-Tov Y. Ecotypic variation in the context of global climate change: revisiting the rules. Ecology Letters, 2006, 9(7): 853-869.

[23] Chown S L, Hoffmann A A, Kristensen T N, Angilletta Jr M J, Stenseth N C, Pertoldi C. Adapting to climate change: a perspective from evolutionary physiology. Climate Research, 2010, 43(1/2): 3-15.

[24] Kerr J T, Dobrowski S Z. Predicting the impacts of global change on species, communities and ecosystems: it takes time. Global Ecology and Biogeography, 2013, 22(3): 261-263.

[25] Allen J A. The influence of physical conditions in the genesis of species. Radical Review, 1877, 1: 108-140.

[26] Serrat M A, King D, Lovejoy C O. Temperature regulates limb length in homeotherms by directly modulating cartilage growth. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(49): 19348-19353.

[27] Symonds M R E, Tattersall G J. Geographical variation in bill size across bird species provides evidence for Allen's rule. The American Naturalist, 2010, 176(2): 188-197.

[28] Tattersall G J, Andrade D V, Abe A S. Heat exchange from the toucan bill reveals a controllable vascular thermal radiator. Science, 2009, 325(5939): 468-470.

[29] Nudds R L, Oswald S A. An interspecific test of Allen's rule: evolutionary implications for endothermic species. Evolution, 2007, 61(12): 2839-2848.

[30] Greenberg R, Danner R M. The influence of the California marine layer on bill size in a generalist songbird. Evolution, 2012, 66(12): 3825-3835.

[31] Scholander P F. Evolution of climatic adaptation in homeotherms. Evolution, 1955, 9(1): 15-26.

[32] McAdam A G, Boutin S. Effects of food abundance on genetic and maternal variation in the growth rate of juvenile red squirrels. Journal of Evolutionary Biology, 2003, 16(6): 1249-1256.

[33] Damuth J. Population density and body size in mammals. Nature, 1981, 290(5808): 699-700.

[34] Huntley B, Collingham Y C, Green R E, Hilton G M, Rahbek C, Willis S G. Potential impacts of climatic change upon geographical distributions of birds. IBIS, 2006, 148(S1): 8-28.

[35] Both C, Artemyev A V, Blaauw B, Cowie R J, Dekhuijzen A J, Eeva T, Enemar A, Gustafsson L, Ivankina E V, Järvinen A, Metcalfe N B, Nyholm N E I, Potti J, Ravussin P A, Sanz J J, Silverin B, Slater F M, Sokolov L V, Török J, Winkel W, Wright J, Zang H, Visser M E. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2004, 271(1549): 1657-1662.

[36] Gasner M R, Jankowski J E, Ciecka A L, Kyle K O, Rabenold K N. Projecting the local impacts of climate change on a Central American montane avian community. Biological Conservation, 2010, 143(5): 1250-1258.

[37] 石建斌, 李迪强, 肖文发. 气候变化对鸟类影响: 长期研究的意义(英文). 动物学研究, 2006, 27(6): 637-646.

[38] Hughes L. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? Trends in Ecology & Evolution, 2000, 15(2): 56-61.

[39] 郑光美. 中国鸟类分类与分布名录 (第二版). 北京: 科学出版社, 2011: 265-265.

[40] 张荣祖. 中国动物地理. 北京: 科学出版社, 1999.

[41] 解生彬, 王立波, 沈华, 原宝东. 树麻雀(*Passer montanus*)巢特征与巢址选择的初步研究. 黑龙江畜牧兽医, 2016, (11): 234-237.

[42] 张苗苗. 树麻雀的遗传多样性分析及亚种分化的初步研究[D]. 石家庄: 河北师范大学, 2009.

[43] 徐兴军, 邵淑丽, 张伟伟, 王维禹, 李旭艳, 柳劲松, 吕建伟, 李铁, 李怀永. 春季树麻雀体内几种消化酶活性研究. 四川动物, 2012, 31

(5): 782-785.

[44] Jakob E M, Marshall S D, Uetz G W. Estimating fitness: a comparison of body condition indices. Oikos, 1996, 77(1): 61-67.

[45] Sun Y F, Ren Z P, Wu Y F, Lei F M, Dudley R, Li D M. Flying high: limits to flight performance by sparrows on the Qinghai-Tibet Plateau. Journal of Experimental Biology, 2016, 219(22): 3642-3648.

[46] Rezende E L, Gomes F R, Ghalambor C K, Russell G A, Chappell M A. An evolutionary frame of work to study physiological adaptation to high altitudes. Revista Chilena de Historia Natural, 2005, 78(2): 323-336.

[47] Garland Jr T, Kelly S A. Phenotypic plasticity and experimental evolution. Journal of Experimental Biology, 2006, 209(12): 2344-2361.

[48] McNab B K. On the ecological significance of Bergmann's rule. Ecology, 1971, 52(5): 845-854.

[49] Rosenzweig M L. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. The American Naturalist, 1968, 102(923): 67-74.

[50] Damuth J, MacFadden B J. Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications. Cambridge: Cambridge University Press, 1990: 1-10.

[51] Yom-Tov Y, Geffen E. Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls. Biological Reviews, 2011, 86(2): 531-541.

[52] Teplitsky C, Millien V. Climate warming and Bergmann's rule through time: is there any evidence? Evolutionary Applications, 2014, 7(1): 156-168.

[53] Yom-Tov Y. Global warming and body mass decline in Israeli passerine birds. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2001, 268(1470): 947-952.

[54] Meiri S, Dayan T. On the validity of Bergmann's rule. Journal of Biogeography, 2003, 30(3): 331-351.

[55] Wu P, Jiang T X, Suksaweang S, Widelitz R B, Chuong C M. Molecular shaping of the beak. Science, 2004, 305(5689): 1465-1466.

[56] VanderWerf E A. Ecogeographic patterns of morphological variation in elepaios (*Chasiempis* spp.): Bergmann's, Allen's, and Gloger's rules in a microcosm. Ornithological Monographs, 2012, 73: 1-34.

[57] Wigginton J D, Dobson F S. Environmental influences on geographic variation in body size of western bobcats. Canadian Journal of Zoology, 1999, 77(5): 802-813.